V

DES DONNÉES QUE FOURNIT SUR LE MÉCANISME DE L'EXCITATION LUMINEUSE, L'ÉTUDE DU TEMPS DE LATENCE SENSORIELLE

PAR HENRI PIÉRON.

INTRODUCTION

Dès mes premières recherches sur la variation du temps de réaction en fonction des intensités excitatrices, je me suis efforcé d'aborder le problème des mécanismes d'excitation sensorielle.

« Il semble bien, disais-je dans l'avant-propos de mon premier mémoire [1], que l'allóngement des temps de réaction au fur et à mesure qu'on se rapproche du seuil de sensation dépend essentiellement d'une augmentation du temps nécessaire pour que la transformation de l'excitant physique du phénomène cérébral de nature sensorielle s'effectue ; si l'on descend au-dessous du seuil, ce temps devient infini. Il y a là une hypothèse fondamentale qui paraît pleinement justifiée par les faits ; et en outre on peut penser qu'une part importante revient au processus de transformation périphérique, ce qui permet alors de viser à une étude indirecte de la nature des processus de transformation de l'excitant physique capable de provoquer dans les neurones sensoriels périphériques une décharge d'influx nerveux ».

La démonstration de la validité de notre hypothèse fondamentale — qui a pu être contestée au début — est aujourd'hui

1 *An. Ps.*, XX, 1914, p. 17.

complète. Des recherches convergentes, par des méthodes semblables ou différentes, chez divers espèces animales aussi bien que chez l'homme, ont abouti à des résultats à peu près identiques en ce qui concerne la variation, en fonction de l'intensité du stimulus, du temps de latence du processus sensoriel, et en ce qui concerne, pour l'excitation lumineuse, l'analyse de ce temps de latence (Hecht, 1918-1924, Fröhlich et ses élèves, en particulier Vogelsang, 1922-1925, Pulfrich, 1923, Hazelhoff et H. Wiersma, 1924).

La première donnée que j'avais mise en évidence, en m'adressant à des catégories différentes de stimulation (pression, chaud et froid cutanés, stimulation électrique de la peau, bruits, lumières monochromatiques ou blanches en diverses conditions, stimuli gustatifs amer, acide, salé et sucré), c'était que les lois de décroissance des temps de latence étaient bien d'allure analogue dans tous les cas, mais se montraient quantitativement très différentes. Dès lors les mécanismes périphériques d'excitation ne peuvent être considérés comme identiques, et la théorie ionique générale de Lasareff ne peut être admise sans corrections qui risquent bien de lui enlever la plus grande partie de sa valeur. Que, dans tout processus d'excitation il y ait un phénomène ionique, si ce phénomène ne représente qu'une phase, d'importance variable, dans l'ensemble du processus, cela ne suffit pas pour permettre de déduire les lois générales de l'excitation à partir des propositions fondamentales concernant le phénomène ionique.

Aussi Lasareff, dans ses tentatives de vérification numérique fondées sur des déterminations empiriques poursuivies par ses élèves, fait-il preuve de plus d'habileté pour faire rentrer dans ses cadres la toile convenablement rognée ou étirée des faits que de sincérité scientifique. Il change de temps en temps certains de ses concepts fondamentaux mais retombe toujours sur des vérifications présentées comme parfaitement rigoureuses (Voir en particulier Lasareff **4**), et toutefois malgré cette habileté de présentation, certains faits sur lesquels il fermait les yeux se sont imposés par ailleurs avec assez de force pour exiger qu'on en tînt compte.

Des hypothèses complémentaires ont dû être invoquées, et Lasareff est obligé, en ce qui concerne l'excitation lumineuse, de faire appel à des processus plus complexes et, par là même, de renoncer à la séduisante simplicité de la théorie ionique primitive. L'analyse des temps de latence permet justement de

mettre en évidence la nature complexe de l'excitation lumineuse, et de préciser dans une appréciable mesure les processus qui constituent cette excitation [1].

1° *Temps d'action et phase de sommation photochimique.*

Si l'on détermine le seuil de la sensation pour une durée illimitée d'excitation, ou seuil de base, et si en employant l'intensité liminaire du stimulus, on détermine la durée du temps de réaction, on trouve des valeurs qui peuvent être très longues et approcher de la seconde. Si, au contraire, on emploie un stimulus bref, un éclat lumineux d'un centième de seconde, par exemple, si l'on détermine le seuil, qui se trouve beaucoup plus élevé que le seuil de base, naturellement, et si, pour l'intensité liminaire, on mesure le temps de réaction, on obtient une durée notablement plus courte que précédemment.

Cela prouve que, dans le temps de réaction, au seuil de base, intervient une durée correspondant à une sommation des effets du stimulus jusqu'à ce que ces effets deviennent assez grands pour déclencher le processus sensoriel.

L'étude directe de ce « temps d'action », pendant lequel le stimulus doit agir pour que le seuil de la réponse sensorielle soit atteint, s'effectue en recherchant la durée la plus courte, telle que le seuil de base garde sa valeur. Ensuite, pour des stimuli plus intenses, qui, agissant sans limite de temps, donneraient des réponses plus intenses elles-mêmes [2], on recherche quelle est la durée la plus courte telle que le seuil de la réponse sensorielle soit encore atteint, durée correspondant au temps d'action liminaire. Hecht (**5**), étudiant les réponses du Lamellibranche *Mya arenaria* à la stimulation lumineuse, crut trouver que, du moins jusqu'à une certaine limite de durée, les temps d'action étaient inversement proportionnels à l'intensité du stimulus [3], en sorte qu'au seuil on trouvait toujours une valeur constante du produit de l'intensité par le temps. Autrement dit,

1. Le temps de réaction à la lumière est notablement plus grand qu'au bruit ou au contact, ce qui est la preuve d'un processus d'excitation plus lent, et permet déjà de penser à un processus plus complexe.

2. Le maximum de la réponse survenant après une latence d'autant plus brève qu'il est lui-même plus élevé. Voir, au sujet de ces durées d'établissement Kleitman et Piéron. An. Ps. 1925.

3. Au début, Hecht crut pouvoir identifier le temps de réaction avec le temps d'action et appuya ses déductions sur l'étude du premier (1-4). Ultérieurement il entreprit la dissociation du temps de réaction, et fit en particulier l'étude directe du temps d'action.

le seuil serait atteint dès qu'une certaine quantité de l'énergie lumineuse serait absorbée; à quantité égale d'énergie absorbée correspondrait un effet sensoriel égal. Cette loi ayant été établie pour les réactions photochimiques par Bunsen et Roscoe, donnerait la preuve de la nature photochimique de l'excitation lumineuse, selon Hecht. En fait, c'est déjà cette loi que Bloch avait donnée comme valable pour les sensations visuelles chez l'homme.

Mais une première différence doit être retenue : dans un processus photochimique, il y a sommation indéfinie, et, si l'on a une intensité mille ou cent mille fois plus petite, on n'a qu'à allonger mille ou cent mille fois le temps d'action pour avoir même effet. Dans les organismes, au contraire, la sommation est limitée assez étroitement ; au delà de quelques secondes il ne sert plus de rien d'augmenter la durée d'action du stimulus. Il faut admettre, si le processus d'excitation dépend d'une action propre des produits d'une réaction photochimique, que ces produits cessent de s'accumuler au bout d'un certain temps, qu'il se produit une fuite, par diffusion, ou bien qu'ils sont modifiés, par exemple au cours d'une réaction inverse, reconstituant le matériel initial.

La limite de sommation, d'autre part — connue d'après la durée maxima de croissance de la sensation pour une durée indéfinie d'action d'un stimulus supraliminaire — décroît au fur et à mesure que l'excitation devient plus intense, comme si le processus de diffusion ou de transformation était accéléré lorsque la vitesse de la réaction photochimique était elle-même plus grande.

Mais, s'il se produit ainsi une fuite d'autant plus marquée que le stimulus est plus intense, il est bien improbable qu'elle apparaisse brusquement à un moment donné ; il est probable que le processus de diffusion ou de transformation débute très tôt, mais s'accentue au fur et à mesure que s'accumulent les produits de la récation, jusqu'à empêcher l'augmentation du total de ses produits, lorsque la vitesse de disparition égale la vitesse de formation.

Dès lors, un stimulus bref atteindra le seuil pour un niveau d'intensité tel que l'énergie nécessaire sera moindre que si le stimulus devait agir longtemps, les pertes des produits de la réaction augmentant avec la durée d'action. C'est bien là ce qui se vérifie : Blondel et Rey ont mis en évidence l'augmentation du taux de l'énergie liminaire quand la durée d'excitation

augmente. Et, dans ses déductions, où il fait appel à un processus photochimique, Lasareff (2) aboutit à une vérification de la loi de Blondel et Rey (identique à la loi d'Hoorweg-Weiss pour les quantités liminaires d'électricité dans l'excitation des nerfs moteurs).

J'ai moi-même établi (Piéron, **11-14**), chez *Mya arenaria* que l'énergie liminaire augmentait avec la durée d'excitation à l'encontre des résultats de Hecht [1].

Et S. Hecht, qui, pour la décomposition *in vitro* du pourpre rétinien — qui ne se reconstitue pas spontanément — a vérifié la loi de Bunsen-Roscoe, reconnaît que la loi ne peut pas être valable quand on a affaire à une réaction réversible, telle que celle du pourpre *in vivo*, qui se décompose sous l'action de la lumière, mais se reconstitue, ou celle dont il a représenté le schéma hypothétique à la base de l'excitation lumineuse de la Mye.

La loi simple de Blondel et Rey n'est d'ailleurs pas rigoureusement exacte. Les énergies liminaires ne s'accroissent pas linéairement quand les durées croissent.

Les énergies sont fonction parabolique des temps, d'après les résultats concordants de mes recherches sur la sensation lumineuse chez l'homme dans l'excitation élective des cônes ou des bâtonnets, et sur la réaction à la lumière de la Mye (Piéron, **12**).

Pour les temps très courts (au-dessous de quelques millièmes de seconde), la loi n'est pas encore précisée. La décroissance parabolique continue-t-elle, y a-t-il un crochet avec même relèvement de l'énergie liminaire ? Mes recherches m'ont conduit à admettre ce relèvement, avec Grijns et Noyons, Prentice Reeves, etc. Mais il restait des causes d'erreur. Actuellement, je considère que la question est à reprendre.

En tout cas, Lasareff (**4**), en présence du fait que certains de ses élèves avaient trouvé, eux aussi, un minimum absolu de l'énergie liminaire avec relèvement aux temps très courts, a été conduit à admettre un processus d'excitation en deux

1. L'erreur de Hecht paraît tenir à une évaluation inexacte de l'intensité du stimulus lumineux, calculée théoriquement d'après la loi — non vérifiée en pratique — de la décroissance de l'éclairement en raison inverse du carré de la distance d'une source constante. La même méthode a conduit à la même erreur Lœb et ses divers disciples qui ont prétendu appuyer la théorie célèbre des tropismes sur la validité de la loi de Bunsen-Roscoe en matière de phototropisme. En ce qui concerne d'ailleurs la plaque photographique elle-même, la loi d'égalité d'effet pour des quantités égales de lumière ne se vérifie pas.

étapes, une réaction photochimique donnant des produits donnés, entraînés par diffusion, et une deuxième réaction à laquelle ces produits participent et fournissant les ions excitateurs du nerf.

L'existence d'un minimum absolu d'énergie se trouve enfin directement déduite comme une conséquence mathématique du schéma mécanique de Pütter, auquel est donnée une signification chimique, la vitesse de transformation d'une substance sensible à la lumière en une autre substance excitatrice du nerf étant augmentée par le stimulus lumineux, avec apport de nouvelle substance sensible, et diffusion de la substance excitatrice formée (des processus réversibles étant reconnus plus probables par Pütter qui a simplifié les données pour faciliter la représentation mécanique et la mise en équation).

En somme, la considération de la phase de sommation des effets du stimulus s'accorde avec la notion d'un processus photochimique engendrant une substance excitatrice du nerf, soit directement, soit indirectement, mais disparaissant progressivement par diffusion, ou, plus probablement, se transformant chimiquement par reconstitution de la substance sensible initiale, la réaction étant réversible. En outre, un fait mis en évidence dans nos recherches permet d'envisager des conséquences définies en ce qui concerne les mécanismes propres des cônes et des bâtonnets. La même loi vaut qualitativement pour les deux catégories d'éléments récepteurs ; et, dès lors, si l'on connaît la substance photochimique des bâtonnets — le pourpre — et non celle des cônes, il n'en résulte pas moins que dans les deux cas ce doit être un processus photochimique tout semblable qui est en jeu.

Mais les constantes de la loi générale sont différentes ; les lois quantitatives diffèrent : les bâtonnets ont un minimum relatif d'énergie liminaire plus bas que les cônes ; ils sont mieux adaptés à l'utilisation des stimuli brefs. Il en résulte que la substance photochimique en jeu ne doit pas être la même pour les bâtonnets et pour les cônes, bien qu'on ait tendance à admettre (Hecht, Weigert) que la substance photochimique des cônes soit du pourpre plus dilué.

2° *Retard supplémentaire et processus d'excitation du nerf.*

Nous avons signalé ce fait qu'un temps de réaction à un stimulus juste liminaire est notablement plus court quand le stimulus lui-même est bref, et que, par conséquent, la phase

de sommation est devenue presque négligeable. Quand on emploie des stimuli de durée indéfinie, le temps décroît au fur et à mesure qu'augmente l'intensité excitatrice ; et l'on pouvait penser que cette décroissance était celle de la phase même de sommation : un stimulus liminaire a un temps d'action d'environ une seconde ; mais, quand l'intensité croît, le seuil est atteint de plus en plus vite, le temps d'action se réduisant bientôt à des valeurs négligeables, inférieures au millième de seconde. A ce moment on atteint une valeur constante du temps de réaction.

Seulement, cette valeur constante n'est pas atteinte quand on emploie un stimulus liminaire très bref. Elle lui est supérieure d'environ 15 centièmes de seconde. Il y a donc, en dehors du temps d'action, un processus dont la durée aussi est fonction inverse de l'intensité du stimulus. Dans nos recherches, précédemment exposées, sur les phénomènes de masquage, nous isolons ce processus.

Au cours de ses études sur le Lamellibrache *Mya arenaria*, Hecht a abouti à la même constatation : Il y a encore réduction notable, pour des intensités croissantes, de la durée totale du temps de réaction quand on emploie des stimuli brefs.

Cela l'a conduit à admettre que la réaction photochimique initiale n'est pas le processus d'excitation du nerf, et que les produits de la première réaction sont des catalyseurs qui accélèrent une seconde réaction, celle-ci excitatrice. Lasareff, de son côté, est arrivé, nous l'avons vu plus haut, à une conception analogue, peut-être empruntée à Hecht.

On peut concevoir les processus de différentes manières [1] ; mais un fait reste certain, c'est que l'excitation du nerf est un processus secondaire qui suit la réaction photochimique.

Les recherches par la méthode du masquage ont donné des résultats à peu près identiques à ceux que nous avait fournis la méthode des temps de réaction en ce qui concerne la durée absolue de la loi propre de décroissance du temps nécessaire à cette phase d'excitation en fonction des intensités croissantes du stimulus lumineux.

Pour interpréter la nature de ce processus, la loi de décrois-

1. On pourrait envisager par exemple un processus de transport des produits de la réaction photochimique, jusqu'au niveau du lieu d'excitation, sans faire appel obligatoirement à une seconde réaction. La seconde réaction peut être catalysée par les produits de la première, mais peut aussi s'accomplir avec participation de ceux-ci suivant la loi des masses.

sance est un guide. C'est ainsi que, quantitativement, ce processus est plus lent dans l'excitation des bâtonnets que dans celle des cônes, et décroît aussi moins vite quand l'intensité des stimulus croît.

Ceci est à rapprocher de la constatation précédente concernant la différence des lois quantitatives de variation des énergies liminaires en fonction de la durée d'excitation des cônes et des bâtonnets.

Ici, la différence est de sens inverse : Si les bâtonnets sont plus rapidement impressionnés que les cônes, comme une plaque plus sensible en valeur absolue, et dont la supériorité croîtrait avec la brièveté des temps d'exposition, en revanche, ils donnent la sensation avec plus de retard, et le retard décroît moins vite quand l'intensité du stimulus grandit, comme des plaques qui seraient plus lentes au développement, l'augmentation de lenteur étant d'autant plus notable que la plaque a été plus impressionnée.

Ainsi le processus d'excitation du nerf à partir de la réaction photochimique initiale n'est pas le même pour les cônes et pour les bâtonnets, mais est d'allure très semblable. C'est bien probablement la simple conséquence du fait que ce n'est pas la même substance photochimique qui est en jeu dans les deux catégories d'éléments récepteurs.

Nos expériences sur le masquage nous permettent de situer en quelque sorte le processus d'excitation par rapport au processus photochimique : nous avons vu (Piéron, **4**) que l'allongement de la durée du stimulus n'augmentait pas proportionnellement le retard réductible de la sensation au seuil, tant que la durée d'action restait inférieure à ce retard ; au delà, au contraire, ce retard s'augmente constamment de l'excès de durée d'action.

Cela implique que le processus d'excitation qui, au seuil, se poursuit un certain temps avant de déclencher l'influx nerveux, débute assez tôt quand le processus photochimique se déroule et n'attend pas pour commencer qu'il se soit fait une accumulation, à un taux assez élevé, des produits de la première réaction.

Nous représentons dans les schémas ci-joints les rapports dans le temps des deux processus, celui d'absorption lumineuse — le phénomène connu, dont on dispose en réglant l'intensité et la durée d'action — et celui d'excitation du nerf, dont on connaît les effets (par une réaction motrice, une réaction per-

ceptive, ou l'enregistrement du courant d'action dans le nerf). Entre les deux nous indiquons l'évolution supposée de la réaction photochimique qui s'intercale entre le stimulus et l'excitation proprement dite.

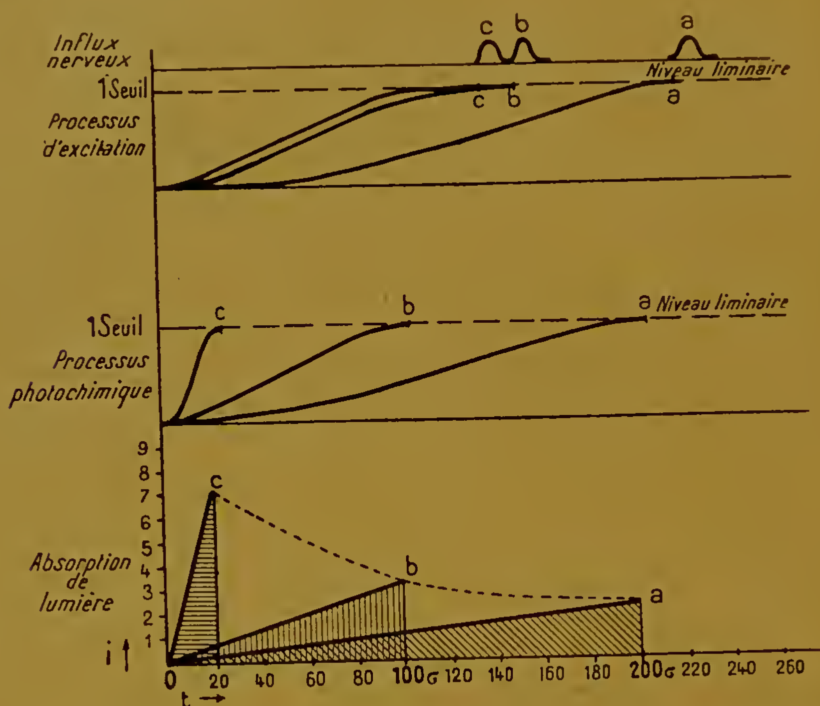


Fig. 1. — Schéma des processus suivant l'action de trois stimuli juste liminaires ayant une durée, respectivement, de 200 (*a*), 100 (*b*) et 20 σ (*c*).

Au-dessous les surfaces ombrées indiquent les quantités liminaires d'énergie lumineuse (quantités relatives absorbées) ; la ligne pointillée indique la variation des intensités liminaires pour les différentes durées d'excitation. Au-dessus, l'évolution du processus photochimique, et au-dessus encore celle du processus d'excitation, qui dure notablement plus longtemps que le stimulus lumineux quand ce dernier est bref et ne le dépasse plus que d'une valeur minime quand ce dernier est long.

Enfin, tout en haut, schéma de l'influx nerveux liminaire déclenché après un temps de latence variable, correspondant au retard du processus d'excitation.

En réalité, dans le processus de stimulation de la rétine, nous ne connaissons pas l'excitant vrai, nous ne pouvons pas agir directement sur lui : c'est un excitant chimique dont le mécanisme d'action reste hypothétique, en sorte que le sens visuel apparaît, en réalité, comme un sens chimique, le stimulus physique fourni par les radiations absorbées n'agissant que de façon tout à fait indirecte en engendrant un deuxième stimulus de nature tout à fait différente.

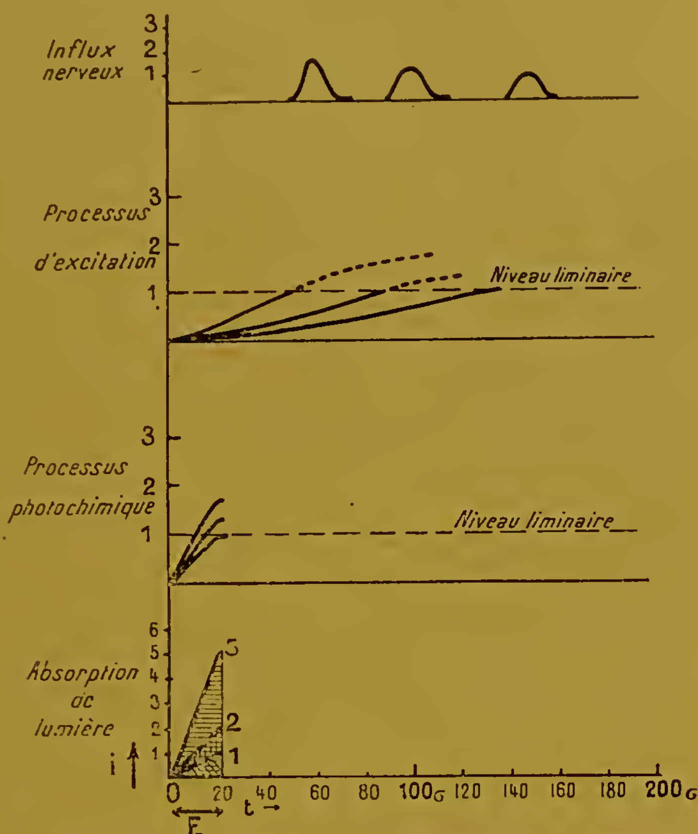


Fig. 2. — Schéma des processus suivant l'action de trois stimuli lumineux d'égale durée (20 σ) et d'intensité respectivement égale à 1 (valeur juste liminaire), 2 et 5.

Au-dessous les surfaces ombrées indiquent les quantités absorbées d'énergie ; juste au-dessus évolution quantitative dû processus photochimique (soumis à la loi approchée de Fechner) ; au-dessus encore, schéma du processus consécutif d'excitation du nerf, d'une part, jusqu'au niveau liminaire (à partir duquel l'influx nerveux est déclenché), et d'autre part jusqu'à son niveau maximum (la partie supraliminaire constituant la phase d'établissement, la phase de croissance de l'effet sensoriel du stimulus). Enfin, au-dessus, schéma du départ de l'influx nerveux, quand le niveau liminaire d'excitation est franchi (après une latence d'autant moindre que l'intensité est plus grande). Les influx sont représentés avec leurs niveaux relatifs d'intensité ; mais ces influx qui sont envoyés par trains plus ou moins longs, n'ont pas leur hauteur maxima dès le début quand le stimulus est supraliminaire ; le premier influx est minimal et les influx consécutifs croissent jusqu'au niveau maximum correspondant à l'intensité du stimulus.

3° *Retard réductible propre à la réponse perceptive et franchissement des synapses.*

Dans nos recherches par la méthode du masquage, nous avons constaté qu'une excitation liminaire, avec une petite surface de l'image lumineuse formant stimulus, avait un temps de

latence un peu plus long qu'un stimulus de même intensité, mais supraliminaire parce que de surface plus grande : dans ce dernier cas, en effet, grâce à un phénomène de sommation, les effets engendrés dans un plus grand nombre d'éléments récepteurs s'ajoutent partiellement au niveau d'une fibre nerveuse donnée. Cet excès de latence — qui varie en proportion inverse de l'intensité du stimulus — ne peut être attribué, ni au temps d'action, ni au processus d'excitation, qui évolue isolément dans chaque élément récepteur. C'est un retard supplémentaire de propagation de l'influx nerveux excitateur jusqu'aux centres perceptifs.

On admet que la vitesse de l'influx nerveux est indépendante de l'intensité. Mais, des premiers neurones rétiniens jusqu'aux neurones corticaux commandant ces processus sensoriels, il y a plusieurs étapes ; à chaque étape l'influx du neurone précédent agit comme excitateur du neurone suivant, déclanchant sa réponse propre sous forme de l'influx spécifique ; à chacune de ces synapses, il y a un bref retard, une courte latence, qui est maxima au seuil de la réponse et décroît au fur et à mesure que l'intensité s'élève davantage au-dessus du seuil. L'excès de latence au seuil est dû à ce retard réductible de franchissement des synapses — d'environ 2 centièmes de seconde — et décroît comme ce retard.

Mais, est-on tenté d'objecter, que fait en tout ceci la « loi du tout ou rien » ? Il semble bien que chaque fibre musculaire, quand elle répond, répond par une secousse maximale ; sinon, elle ne répond pas du tout ; sa réponse ne varie pas d'intensité, au du moins fort peu. La loi du tout ou rien ainsi déterminée, a été étendue du muscle au nerf (en particulier par Adrian) ; mais cette fois une démonstration décisive n'a jamais été fournie. Or, par une contagion curieuse, on a admis la validité de la loi du tout ou rien pour le nerf comme un véritable article de foi : l'augmentation dans l'intensité d'une réponse nerveuse se ferait par un accroissement du nombre des fibres en jeu, fournissant chacune leur influx maximal, aussitôt qu'elles sont intéressées par l'excitation.

L'extension de cette « loi », qui a pris une valeur quasi-mystique, conduit à des conséquences absurdes dans le domaine sensoriel, en particulier dans le domaine de la vision. L'absurdité des conséquences devrait suffire pour que l'on rejette cette pseudo-loi, au lieu de composer avec elle au prix d'inexactitudes flagrantes.

Lasareff (3 et 4) a complètement modifié les déductions de sa théorie ionique pour les accommoder aux conséquences statistiques de la loi du tout ou rien; or, pour cela, il faudrait, comme il l'affirme, que le produit de la surface d'action par l'intensité liminaire soit constant, ce qui n'est nullement exact, et ce qui ne permettrait pas à coup sûr la localisation et l'appréciation de grandeur des stimuli dans l'exercice de la vision. Quand on sait qu'il y a plus de cent millions d'éléments récepteurs dans une rétine et seulement un demi-million de fibres au maximum dans un nerf optique, quand on sait que ce n'est qu'au centre de la fovéa qu'il peut y avoir, au maximum, une fibre pour un élément récepteur, et qu'une série d'intensités (des grandeurs stellaires, par exemple) peuvent être obtenues par l'excitation d'un seul cône (ce qui nécessiterait pour ce cône un grand nombre de fibres réagissant par le tout ou rien), on peut affirmer qu'il n'est pas question d'une telle loi en matière d'influx nerveux sensoriel [1].

Aussi nos déductions sur le retard réductible de franchissement des synapses ne sont-elles nullement gênées par la foi que de nombreux physiologistes manifestent pour le dogme du tout ou rien.

CONCLUSION

Nous pouvons conclure de ce très bref exposé que l'analyse des temps de latence des sensations visuelles, et d'une façon générale des réponses sensorielles aux stimuli lumineux (telles qu'on les peut obtenir sous une forme ou une autre chez les animaux aussi bien que chez l'homme) conduit à admettre l'existence d'un processus d'excitation par la lumière en deux étapes, une étape photochimique préalable (avec réaction probablement réversible, comme l'admet Hecht) et une étape d'excitation nerveuse, conditionnée par la présence de substances définies formées au cours de la réaction initiale et de mécanisme inconnu, probablement chimique (ou ionique). Cette

1. Pour le tact également, l'excitation d'un point correspondant à une fibre isolée, avec anesthésie de toute la zone environnante, permet une série de degrés de sensations pour des intensités croissantes du stimulus. On peut chercher à concilier avec ces faits la loi du tout ou rien en faisant appel à une fréquence croissante des influx. Mais cette hypothèse se heurte aussi à de sérieuses objections.

dualité du processus d'excitation — et peut-être aussi l'intervention d'un processus d'excitation chimique — explique le retard plus grand des sensations lumineuses que des auditives ou des tactiles, et des réactions à la lumière que des réactions au son ou au contact. En outre, l'analogie générale et la différence quantitative des lois concernant la décroissance des temps d'action liminaires et celle des retards d'excitation nerveuse en fonction de l'intensité croissante du stimulus lumineux pour les cônes et pour les bâtonnets, impliquent un même processus photochimique initial, mais avec décomposition de substances différentes, et un processus semblable, mais non identique d'excitation du nerf, pour les deux catégories d'éléments récepteurs. Les bâtonnets ont une excitabilité plus vive et sont des éléments récepteurs plus rapides que les cônes, mais ils transmettent avec plus de retard l'excitation au nerf, ils sont des éléments excitateurs plus lents. Une fois déclenchés, les influx qui — en dépit du dogme du tout ou rien, poussé jusqu'à l'absurde — doivent varier quantitativement avec l'intensité du processus d'excitation, le franchissement des synapses d'étape le long des voies visuelles se fait avec un retard d'autant moindre que les intensités excitatrices sont plus grandes.

Henri Piéron.

BIBLIOGRAPHIE [1]

Bloch. — Expériences sur la vision. *C. R. Soc. de Biologie*, t. XXXVII, 1885, p. 493-495.

A. Blondel et J. Rey — 1. Sur la perception des lumières brèves à la limite de leur portée. *Journal de Physique*, 1911, 5e S., I, p. 530-550.

2. Nouvelle vérification de la loi de perception des lumières brèves à la limite de leur portée ; cas des durées très courtes. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXVIII, 1924, p. 276-280.

R. Bunsen et A. Roscoe. — Photochemische Untersuchungen, *Ann. d. Pkysik.*, t. CXVII, 1862, p. 529.

Engelking et Poos. — Ueber die Bedeutung des Stereophänomens für die isochrome und heterochrome Helligkeitsvergleichung, *Archiv. für Ophtalmologie*, t. CXIV, 1924, p. 340-379.

Fr. W. Fröhlich. — 1. Ueber die Messung der Empfindungszeit, *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, t. LIV, 1922, p. 58-78.

2. Ueber die Abhängigkeit der Empfindungszeit und des zeitlichen Verlaufes der Gesichtsempfindung von der Intensität, Dauer und Geschwindigkeit der Belichtung. *Id.*, t. LV, 1923, p. 1-46.

1. Pour la plupart des travaux cités, voir en l'absence des travaux originaux, les comptes rendus publiés dans l'*Année Psychologique*.

3. Ueber die Messung der Empfindungszeit. *Pflüger's Archiv*, t. CCII, 1924, p. 566-572.

Hazelhoff et Helen Wiersma. — Die Wahrnehmungszeit. I. Die Bestimmung der Schnelligkeit des Wahrnehmens von. Lichtreizen nach der Lokalisation-methode. II. Der Linfluss der Stärke des Reizes. III. Wahrnehmungszeit und Reaktionszeit. *Zeitschrift für Psychologie*, t. XCVI, 1924, p. 171-188, t. XCVII, 1925, p. 174-190, et t. XCVIII, 1926, p. 366-377.

S. Hecht. — 1. The photicsensitivity of *Ciona intestinalis*. Journal of general Physiology, I, 2, 1918, p. 147-166.

2. Sensory equilibrium and dark adaptation in *Mya arenaria*, *Id.*, I, 5, 1919, p. 545-558.
3. The nature of the latent period in the photic response of *Mya arenaria*, *Ibid.*, p. 657-666.
4. The effect of temperature on the latent period in the photic response of *Mya arenaria*, *Id.*, I, 6, 1919, p. 667-685.
5. The photochemical nature of the photosensory process. *Id.*, II, 3, 1920, p. 229-246.
6. Intensity and the process of photo reception. *Id.*, II, 4, 1920, p. 337-347.
7. Time and intensity in photosensory stimulation. *Id.*, III, 3, 1921 p. 367-373.
8. Intensity discrimination and the stationary state. *Id.*, VI, 4, 1924, p. 355-373.
9. Photochemistry of visual Purple I. *Id.*, III, 1, 1920, p. 1-13.
10. The general Physiology of Vision. *Amer. Journal of Physiological Optics*, VI, 3, p. 303-322.

N. Kleitman et H. Piéron. — Recherches sur l'établissement de la sensation lumineuse. *Année Psychol.*, XXV, 1925, p. 34-84.

P. Lasareff. — 1. Theorie der Lichtreizung beim Dunkelsehen. *Pflüger's Archiv.*, t. CLIV, 1913, p. 459-469.

2. *Ionentheorie der Reizung*, 1923.
3. La théorie statistique de l'adaptation de l'œil au cours de la vision périphérique. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXX, 1925, p. 1786-1788.
4. Die mathematischen Theorien der Dunkeladaptation des menschlichen Auges. *Journal für Psychologie und Neurologie*, t. XXXII, 1926, p. 222-252.

H. Piéron. — 1. De la variation du temps perdu de la sensation en fonction de l'intensité de l'excitation. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLV, 1912, p. 998-1001,

2. De la relation qui unit le temps de latence de la réaction à l'intensité de l'excitation. *Ibid.*, p. 1176-1179.
3. Recherches sur les lois de variation des temps de latence sensorielle en fonction des intensités excitatrices. *Année Psychol.*, XX, 1914, p. 17-96.
4. Essai d'analyse expérimentale du temps de latence sensorielle. *Journal de Psychologie*, t. XVII, 1920, p. 289-308.
5. Nouvelles recherches sur l'analyse du temps de latence sensorielle et sur la loi qui relie ce temps à l'intensité de l'excitation. *Année Psychol.*, XXII, 1922, p. 58-142.
6. De la variation de l'énergie liminaire en fonction de la durée d'excitation. I. Vision fovéale. II. Vision périphérique. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXX, 1920, p. 525-528 et 1203-1206.
7. La question du minimum d'énergie dans l'excitation lumineuse de la rétine par éclats brefs. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXVIII, 1924, p. 966-968.
8. Du retard réductible de franchissement des synapses dans la pro-

pagation de l'excitation lumineuse de la rétine à l'écorce cérébrale. *Id.*, t. CLXXVI, 1923, p. 711-714.
9. Détermination du retard de l'excitation nerveuse. *C. R. Soc. de Biologie*, t. LXXXVIII, 1923, p. 689-692.
10. De la variation des intervalles limites de masquage d'une excitation lumineuse par une excitation consécutive très intense en fonction de l'intensité de la première. *Ibid.*, p. 736-739.
11. La loi de Bunsen-Roscoe s'applique-t-elle à l'excitation lumineuse des Invertébrés. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXXI, 1925, p. 688-690.
12. De la loi de variation des quantités liminaires dans l'excitation sensorielle. *Ibid.*, p. 818-819.
13. La loi de l'excitation lumineuse chez *Mya arenaria. C. R. Soc. de Biologie*, t. XCIII, 1925, p. 1235-1238.
14. Les lois de l'excitabilité lumineuse des Lamellibranches. Recherches sur la loi de variation des énergies liminaires. *Mya arenaria. Bulletin de la Station biologique d'Arcachon*, t. XXIII, 1926, p 1-32.
15. Recherches expérimentales par la méthode du masquage, sur la marge de variation du temps de latence de la sensation lumineuse et ses lois propres. *Année Psychol.*, XXVI, 1926, p. 1-30.

C. Pulfrich. — *Die Stereoskopie im Dienste der Photometrie und Pyrometrie.* In-8, Berlin, 1923.

A. Pütter. — Studien zur Theorie der Reizvorgänge. I-IV. *Pfluger's Archiv*, t. CLXXI, 1918, p. 201-261.

Kurd Vogelsang. — Uber die Beziehungen von Empfindungszeit und Reaktionszeit in Gebiete des Gesichtssinnes. *Pflüger's Archiv*, t. CCVIII, 1925, p. 94-109.

Weigert. — Ein photochemisches Modell der Retina. *Pflüger's Archiv*, t. CXC, 1921, p. 177.